

О ФЕНЕТИЧЕСКОЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАХ

А. Г. ПОНОМАРЕНКО и А. П. РАСНИЦЫН

Палеонтологический институт Академии наук СССР (Москва)

Фенетическая классификация обладает меньшими прогностическими (предсказательными) способностями, чем филетическая. При одном и том же уровне знаний филетическая система, по-видимому, лучше отражает истинное распределение сходств и различий классифицируемых объектов в полной совокупности их признаков. Тем самым филетическая таксономия лучше отвечает основной задаче классификации — объединению организмов в группы, максимально однородные со всех точек зрения. Однако филетическая таксономия отнюдь не исключает фенетических методов и, в частности, таксометрии, напротив, она допускает синтез фенетических и филетических методов. Такой синтез может быть достигнут при соблюдении принципа монофилетического континуума. В таксоне, обладающем этими свойствами, все его члены, включая ближайшего общего предка всех представителей этого таксона, могут быть расположены в непрерывную последовательность, любые соседние элементы которой по совокупности признаков ближе друг к другу, чем к членам любого другого таксона.

Построение системы организмов преследует цель объединить громадное разнообразие органических форм в группы, которые при принятом масштабе рассмотрения можно было бы считать однородными с самых различных точек зрения. Выделение этих групп совершенно необходимо как для самой биологии, так и для практической деятельности человека. Разбив органический мир на подобные группы, мы получаем возможность краткой записи огромной информации. Представим себе, что при описании каждого нового вида вместо указания принадлежности к определенному роду, однозначно определяющего его положение в системе, мы должны описывать все его свойства от морфологии и экологии до ультраструктуры клеток, не делая при этом различия между индивидуальной изменчивостью и признаками типа и царства. Ни один вид, даже ни одна особь в этом случае, вероятно, не была бы описана. Напротив, указав положение вида в системе, мы тем самым сообщаем такое число его свойств, по сравнению с которым собственно видовые признаки составляют ничтожное меньшинство. В этом отношении биологическая классификация не отличается от любой другой, однако в биологии значение классификации далеко не исчерпывается этим.

Всесторонними биологическими исследованиями охвачена и будет охвачена в обозримом будущем лишь ничтожная часть реального многообразия органического мира. Только классификация позволяет распространить результаты исследования конкретных особей и видов на других членов тех же таксономических групп и тем самым делает проблему описания свойств органического мира разрешимой. Методы классификации различны, различны и результаты экстраполяции данных конкретных исследований на органическое многообразие. Если экстраполяция успешна, и новые исследования подтверждают прежние предположения о распределении тех или иных признаков и свойств, мы говорим о хорошей классификации. Если же прогнозы не оправдываются, если каждое новое открытие заставляет пересматривать систему, классификация явно

была неудачной. Таким образом, успешность экстраполяции признаков изученных видов на неизученные и точность прогноза вероятного распределения еще не открытых сходств и различий оказывается основой для оценки системы (Мауг, 1965).

Существуют два основных принципа биологической классификации — фенетический и филетический. Фенетическая (сходственная) классификация объединяет виды в таксоны высших рангов в прямом соответствии с известным для них, неизбежно неполным, набором сходств и различий, т. е. по совокупности признаков, независимо от истории последних и от филогенеза самих видов. Филетическая (родственная, филогенетическая) классификация учитывает историческое развитие организмов и их признаков. Она считает сходство, унаследованное от общего предка, более важным, нежели появившееся независимо. Родственные отношения здесь используются в качестве основного критерия для таксономического сближения организмов.

К сожалению, у нас нет иного способа установить родственные отношения организмов иначе как на основании их сходства (подробнее см. Расницын, 1969). Даже в редких случаях полной палеонтологической летописи отношения предок — потомок доказываются исключительно сходством организмов в последовательных отложениях. Этот очевидный факт не означает, однако, что использование родства в роли критерия таксономической близости, а следовательно, и критерия общего сходства представляет собой логический порочный круг. Родство, установленное при изучении определенного набора признаков, используется как показатель распределения сходств и различий в гораздо более обширной совокупности свойств, включающей еще не известные нам особенности формы и функций организмов. Оба типа классификаций в конечном счете основываются на одном и том же материале — определенном наборе признаков, однако способы анализа этих свойств при разных подходах совершенно различны. Соответственно и результаты, т. е. системы организмов, отражающие предполагаемое распределение их сходств и различий по полному набору признаков, также оказываются неодинаковыми.

С точки зрения основной задачи классификации оценка важности признака по его истории, предпочтение сходства, унаследованного от общего предка, кажется неоправданным. Действительно, для огромного большинства биологических дисциплин и для практики важна совокупность признаков сама по себе, а не история этих признаков. Это возражение против филетической систематики неоднократно выдвигалось фенетиками. Какое нам дело, спрашивают они, до того, что таксон *A* более родственен *B*, чем *C*, если *A* и *C* сходны почти по всем признакам? Как иллюстрация приводится весьма наглядная схема (см., например, Сокэл, 1967). Далее, однако, никогда не следовало подтверждение этой схемы конкретными примерами. Видимо, подобная ситуация, если и встречается в природе, то весьма редко. Действительно, даже фенетические системы, декларативно игнорирующие филогенез, в основных чертах всегда отражают историю группы, ее эволюцию, и это никого не удивляет. Спор идет лишь о том, филетическому или фенетическому подходу следует отдать предпочтение в тех случаях, когда между ними возникает противоречие.

Филетическая таксономия основывается на том, что сходство, унаследованное от общего предка, имеет более длительную историю, чем конвергентное сходство. Всякое происходящее изменение в определенной степени предопределяет и направляет дальнейший ход эволюции, облегчая одни из возможных последующих изменений и затрудняя другие. Единство ранних этапов эволюции делает более вероятным сходство и в дальнейшем. С другой стороны, каждая структура, каждый процесс, возникнув, начинает все более глубоко включаться в систему корреля-

тивных связей и взаимодействий в организме. С древними признаками должно быть скоррелировано большее число других свойств, так что группы, унаследовавшие общие черты от далекого предка, должны быть в общем более сходными, чем группы, объединяемые конвергентным, более молодым сходством. Если же мы этого не видим, поверхностность наших знаний об органическом мире позволяет нам по крайней мере предположить, что значительную долю сходств родственных форм мы просто еще не выявили. Это тем более вероятно, что конвергенции обычно охватывают явственно адаптивные структуры и функции, легко заметные и ранее других регистрируемые систематиками. Глубинные, часто более важные свойства, обнаруживаются с большим трудом, следовательно, позднее. Свидетельство этому — сама история систематики многих групп организмов. Обращаясь к ней, мы наблюдаем поучительную картину. Изучение той или иной группы, считавшейся единой и по происхождению и по признакам, в какой-то момент обнаруживает ее полифилию. Группу предлагается разделить на монофилетичные части. Против этого возражают, указывая на явное сходство ее членов. Однако сам факт полифилии привлекает внимание, и группа подвергается более подробному исследованию, отчасти, может быть, с целью доказать ее действительное единство. Фактически же, если только полифилия не опровергается, результаты исследования обычно обнаруживают поверхность сходства. Группа оказывается искусственной не только филетически, но и фенетически. Со временем к этому привыкают, и прежнее понимание группы становится достоянием истории. Так было с червями, насекомыми с неполным превращением, ложносетчатокрылыми насекомыми, бескилевыми птицами, неполнозубыми млекопитающими и т. д. На наших глазах это происходит с грызунами и первичнобескрылыми насекомыми, в ближайшем будущем та же судьба может постигнуть пресмыкающихся и млекопитающих, китообразных и, вероятно, многих других.

Признание высокой прогностической ценности родства, однако, отнюдь не отрицает разработанных фенетиками методов оценки степени сходства, и в частности таксометрии — математического аппарата количественной таксономии. Познание родства, в свою очередь, невозможно без изучения сходств и различий. Более того, исчерпывающее знание последних позволило бы адекватно восстанавливать филогенез одними таксометрическими методами. Однако и сейчас поле применения фенетических методов в филетической систематике достаточно велико. В частности, это единственный способ точно оценить масштаб различий, достигнутый группами в их эволюции.

Ультрамонофилиты, например, Генниг (W. Hennig, 1953, 1955), предлагают вообще игнорировать филетическую эволюцию и учитывать только последовательность дивергенций. При этом каждая последующая дивергенция должна приводить к обособлению таксонов все более низкого ранга. Следовательно, таксон никогда не может быть предком таксона более высокого или даже равного ему ранга, и все потомки первого представителя таксона остаются членами этого таксона, сколь сильно бы они не различались. Практически это означает, например, что если все наземные позвоночные происходят от кистеперых рыб семейства *Rhizodontidae*, как считает И. И. Шмальгаузен (1964), то они не могут быть более чем еще одним подсемейством в этом семействе. Таким образом, ультрамонофилия не может быть использована для решения основной задачи классификации, и не случайно Генниг в своей недавней работе (Hennig, 1969) вообще отказывается от указания ранга таксонов. В результате его «система» превращается в простое описание филогенеза.

В мало изученных группах организмов, когда филогенетические отношения между членами анализируемой совокупности неизвестны, фенетические методы оказываются не дополняющими филетические, а единственными доступными методами построения системы.

Филетические и фенетические методы классификации, как мы видели, равно необходимы для построения наиболее практической системы организмов. Однако во избежание произвола при их использовании и подмены одного метода другим следует четко разграничить сферы их применения. В качестве приближения к такому оптимальному разделению функций можно предложить следующее требование. Таксоны должны быть монофилетичными, а их члены — более сходными друг с другом, чем с членами других таксонов.

Обе части этого положения требуют расшифровки и более точного определения. В частности, существует несколько определений монофилии — ультрамонофилия Геннига, узкая и широкая монофилия. Неприемлемость ультрамонофилии очевидна. Узкая монофилия обычно определяется просто как происхождение группы от одного предка или же от одного предкового вида. Это определение тоже неудовлетворительно — биохимическое единство живого позволяет предположить, что любая, даже самая разнородная совокупность форм где-то в глубине веков берет начало от единственного общего для всех ее членов предкового вида. Здесь дело, однако, не в несостоятельности самого понятия, а лишь в несовершенстве его определения. Идея сама по себе достаточно ясна и разумна: речь идет о том, что монофилетичный таксон отделяется от предкового таксона единым стволом, а полифилетичный — многими корнями. Исходя из этого, можно дать более строгое определение узкой монофилии: ближайший общий предок всех членов монофилетичного таксона по своим признакам является членом того же таксона (Пономаренко, Расницын, 1966).

Приведенное выше определение узкой монофилии весьма практично: таксономический ранг общего предка в нем не фиксирован ссылкой на происхождение от единственного предкового вида, что позволяет устанавливать монофилетичность при самом различном уровне изученности филогенеза. Действительно, даже при изучении родственных отношений близких родов лишь изредка удастся обнаружить предковые виды. Прямые предки, особенно в случае высших таксонов, на материале обычно не известны. Их приходится реконструировать, т. е. совмещать в одном организме плезиоморфные (примитивные) черты, из которых можно вывести все разнообразие признаков, характерное для членов анализируемого таксона (подробнее см. Расницын, 1969). Чем лучше изучен таксон и его история, тем точнее может быть реконструирован предок. Но для установления монофилии нужно лишь доказать принадлежность предка к данному таксону, т. е. реконструировать те его свойства, которые входят в диагноз соответствующего таксона. Например, если речь идет о монофилии отряда, важны только отрядовые признаки предка. Такая детальность реконструкции и, следовательно, установление монофилии видимо, далеко не всегда требует особенно глубокого значения филогенеза. Конечно, надежность доказательства в этом случае будет меньше, а вероятность ошибки — больше, чем для группы с подробно исследованной историей. Однако отказ от анализа монофилетичности плохо изученной группы, если более тщательное ее исследование в данный момент почему-либо невозможно, грозит еще более серьезными ошибками. Это частный случай научного максимализма, когда исследователь, действуя по принципу «все или ничего», отказывается от использования информации на том основании, что она не абсолютно достоверна. В результате он лишь изредка получает «все», но почти всегда — ничего.

Широкая монофилия допускает отделение нового таксона от старого несколькими стволами при условии, что таксон, охватывающий основания всех этих стволов, имеет более низкий или, по другим определениям, не более высокий ранг, чем ранг таксона-потомка. Широкое понимание монофилии допускает тем самым, чтобы ближайший общий предок всех членов таксона не входил в состав последнего, а относился к другому

таксону. Легко заметить, что широкая монофилия отличается от полифилии только количественно, и достаточно изменить ранг одного из таксонов, чтобы монофилетичный таксон превратился в полифилетичный, и притом без всякого изменения наших знаний о свойствах этого таксона и о процессе его возникновения. Еще более важно, что согласно этой концепции монофилия, и, следовательно, само право на существование таксона определяется не только его свойствами, но и свойствами (рангом) другого таксона, его предка.

Спрашивается, для чего в этом случае вообще нужно понятие монофилии? Ведь более близкими родственниками некоторых членов широкого монофилетичного таксона оказываются представители иной группы. Если такой таксон по своим признакам тем не менее образует единое целое (что еще нужно доказать!), от филетических принципов систематики в этом случае следует просто отказаться.

Таким образом, широкая монофилия оказывается по существу просто стыдливой полифилией, ширмой, прикрывающей чисто феноетический подход к систематике.

Попытаемся теперь уточнить уровень сходства форм, объединяемых в одном таксоне. Е. С. Смирнов (1969) указывает два таких уровня — конгрегация и континуум. Под конгрегацией понимается группа объектов, каждый из которых по совокупности признаков более сходен со всеми членами конгрегации, чем с членами любой другой группы. Степень сходства предполагается оценивать таксометрически. Это, несомненно, желательно, но, по нашему мнению, еще не означает, что хорошая система не может быть построена с помощью классической, интуитивной оценки степени сходства. Как показал опыт, таксометрический анализ не приводит обычно к революционному преобразованию установленных ранее систем (Сокэл, 1967).

Таксоны, обладающие свойством конгрегации, представляют собой идеальные единицы хорошей системы. Однако количество таких таксонов, видимо, невелико. По крайней мере конкретные данные Е. С. Смирнова и его последователей (Смирнов, 1969), равно как и неопубликованные данные А. П. Расницына, показывают, что конгрегации обычно образует лишь небольшая часть анализируемой совокупности. Остальные объединяются в континуумы. Континуум представляет собой группу, члены которой образуют непрерывную последовательность, причем сходство между любыми соседними формами в этой последовательности больше, чем между членами этого и других континуумов. Если соединить линиями формы, сходство между которыми выше определенного уровня (метод изображения таксономической структуры группы — Смирнов, 1969), то все члены континуума окажутся связанными друг с другом, но изолированными от других континуумов (рис. 1). Е. С. Смирнов (1969) говорит преимущественно о выделении континуума положительных связей, т. е. таких отношений, при которых сходство превышает различие. Континуум положительных связей, как видно из примеров, собранных в книге Е. С. Смирнова (1969), и из результатов анализа системы низших перепончатокрылых (см. рис. 2), чаще всего охватывает всех или почти всех членов естественной группы. Выделение континуумов внутри группы с его помощью оказывается невозможным, и приходится использовать континуум связей более высокого уровня. При этом в разных случаях нижний значащий уровень сходства оказывается различным, так как иначе система оказывается непрактичной и нестабильной. Действительно, в разных группах оптимальный объем континуумов достигается при совершенно различных нижних уровнях сходства. Например, в случае таксономического анализа системы жуков рода *Dermestes* этот уровень лежит в пределах $+0,1$ — $+0,18$ (Жантеев, 1967), клещей семейства *Parholaspidae* — между $+0,06$ и $+0,19$ (Петрова, 1967), перепончатокрылых подотряда *Symphyla* — $+0,31$ — $+0,32$ и т. д.

Еще более существенно, что абсолютные значения коэффициентов сходства гораздо менее стабильны при изменении объема группы и набора учитываемых признаков, чем соотношения этих значений. Это ясно демонстрирует, например, таксономический эксперимент Е. С. Смирнова (1969) с видами рода *Chlorops*, где при исключении из анализа

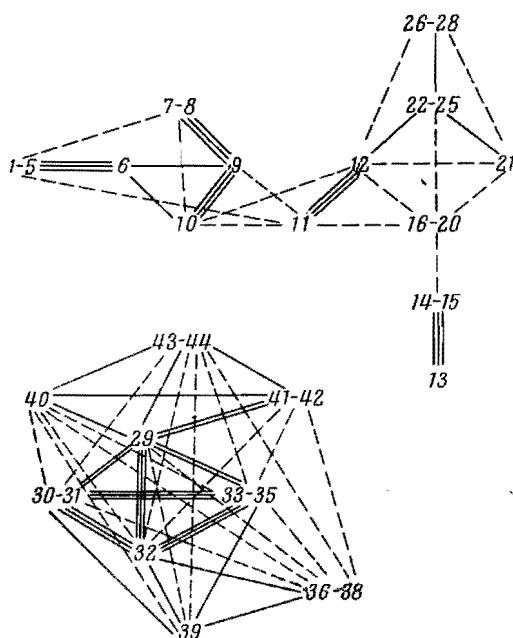


Рис. 1. Таксономическая структура рода *Dermestes* L. Цифрами обозначены виды рода *Dermestes* (по Жантйеву, 1967)

одного из видов взаимоотношения между остальными видами по существу не изменились, хотя все значения сходства уменьшились весьма существенно (приблизительно на 0,15—0,20). В таких условиях фиксация нижнего значащего уровня связей, единого для всех случаев, хотя и обеспечит соответствие таксонов одного ранга в разных группах, но заставит пересматривать систему группы при каждом изменении ее объема и набора диагностических признаков. Даже если новые признаки только подтверждают старую систему, а новые виды легко находят в ней свое место, классификацию при этом придется почти каждый раз изменять. Поэтому кажется разумным от этого отказаться и пожертвовать сравнимостью таксонов в пользу устойчивости и практичности системы.

Описанный принцип выделения континуумов, по-видимому, позволяет организовать в иерархическую систему соподчиненных таксонов практически любую совокупность органических форм. Во всяком случае, континуум лучше приспособлен к таксономическим функциям, чем другие строгие алгоритмы разбиения совокупности на однородные, ходные внутри себя группы, в частности, чем конгрегация, и тем более, чем феноны (см. Вайнштейн, 1968). Поэтому понятие континуума можно ввести в определение таксона филетической системы, например, следующим образом: группа форм может быть объединена в одном таксоне, если все ее члены, включая их ближайшего общего предка, образуют и исчерпывают континуум с определенным нижним уровнем сходства.

Принцип континуума есть просто иначе сформулированный принцип гиагуса. Поскольку эволюция непрерывна, возможность выявления гиагусов и разделения по ним континуумов целиком обусловлена неполнотой геологической летописи. Это, конечно, не способствует стабильности

таксонов-континуумов. Однако в действительности изучение палеонтологической истории заставляет нас пересматривать объем установленных ранее таксонов далеко не так часто, как это можно было бы ожидать.

Например, изучение мезозойской истории низших перепончатокрылых увеличило число семейств в этом подотряде почти вдвое. Однако распределение современных представителей по семействам и надсемействам при этом абсолютно не было затронуто (Расницын, 1969). Дело, видимо, в том, что значительное число разрывов в палеонтологической летописи и в особенности те, которые приходится на период возникновения новых крупных групп, носят принципиальный характер и заполняются крайне редко (Симпсон, 1948).

Итак, мы выяснили, что существуют достаточно четкие и строгие методы организации многообразия живых форм в иерархическую систему более или менее единых внутри себя и дискретных монофилетических таксонов. Рассмотрим теперь взаимодействие обеих частей нашего определения таксона в процессе построения системы. Эти два требования — континуума и монофилетичности (принадлежности общего предка группы к тому же континууму, что и она сама) — следует считать равноправными, признавая только те таксоны, которые удовлетворяют обоим критериям. Однако по порядку их применения эти критерии не равноправны. Общий предок всех членов континуума может быть установлен только после определения границ последнего. Поэтому вначале следует разбить группу на континуумы, а затем реконструировать предка каждого из них. При этом может оказаться, что свойствами предка обладает какая-либо из реально известных групп, как это произошло с общим предком *Symphyta*: им оказалось архаичное семейство *Xyelidae* (Расницын, 1969). Чаше же реальный предок остается неизвестным, и приходится иметь дело только с его реконструкцией (например, общий предок упомянутого семейства *Xyelidae*). В первом случае таксономическое положение предка обычно оказывается выясненным уже на первом этапе, во время выделения континуумов. Поэтому, обнаруживая реального предка, мы сразу же получаем ответ о монофилетичности или полифилетичности соответствующего таксона. Если же предок гипотетический, определить его место в системе только предстоит. Для этого, кстати, обычно нет необходимости повторять всю громоздкую таксономическую процедуру. Дело в том, что одну из важнейших задач систематики составляет облегчение работы по определению организмов, и в частности, составление диагнозов. Обычные таксонометрические методики к этому не приспособлены, и формулировка диагнозов таксонов оказывается самостоятельным этапом работы над системой. После того, как диагнозы групп будут сформулированы, может выясниться, что гипотетический предок хорошо соответствует диагнозу одного из континуумов — того, который объединяет его потомков, или другого. В таком случае вопрос о монофилетичности или полифилетичности континуума, по-видимому, может считаться решенным. И лишь если гипотетический предок не укладывается ни в один диагноз и оказывается промежуточным между двумя или несколькими континуумами, приходится вновь применять таксометрию. Правда, и здесь нет нужды снова просчитывать все связи, достаточно получить коэффициенты сходства предка с теми формами, к которым он, судя по диагнозу, явно более близок.

Итак, в результате анализа тот или иной континуум может оказаться полифилетичным. Система должна быть изменена, но только таким образом, чтобы в новом варианте соблюдались оба требования к таксону. Простым делением континуума на монофилетичные части этого далеко не всегда можно добиться, монофилия здесь чаще достигается за счет утраты свойства континуума. Иногда нужный результат можно получить, повысив нижний значащий уровень сходства в континууме (таксоне) высшего ранга, включающем полифилетичный континуум. Однако

часто результат будет неудовлетворительным, и совокупность разобьется на мелкие изолированные группки. Нетрудно представить себе, например, что произошло бы, если бы в случае, изображенном на рис. 1, континуум, охватывающий виды 1—10, оказался полифилетичным, с дву-

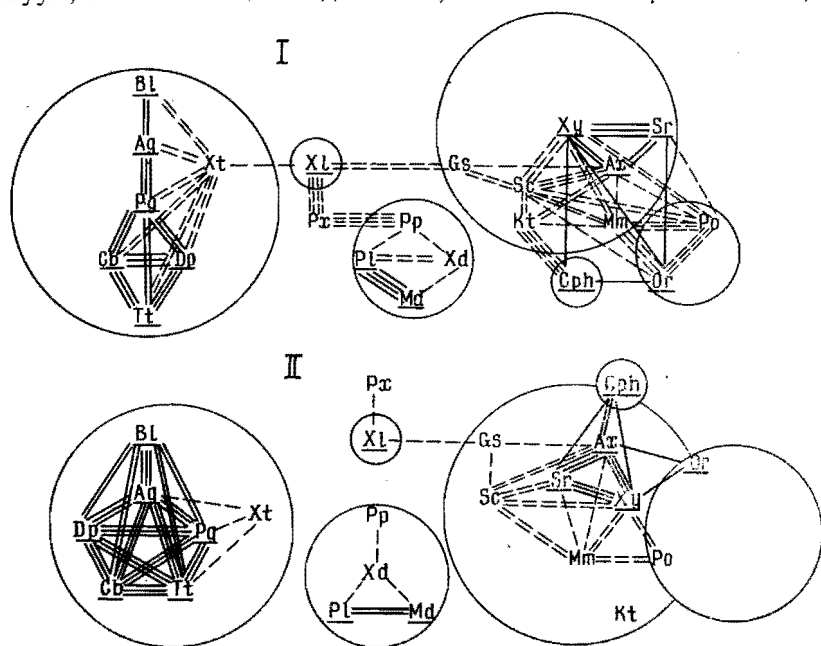


Рис. 2. Таксономическая структура перепончатокрылых подотряда Symphyta. Сплошными линиями изображены связи между современными семействами (подчеркнуты), пунктиром и стрелками — связи вымерших семейств; овалами выделены надсемейства. Буквами обозначены сокращенные названия семейств

мя монофилетичными группами 1—6 и 7—10. Повышение нижнего уровня связи сразу на две ступени, необходимое для разделения этих групп, приведет к распадению рода на 13 мелких континуумов, часто одновидовых.

По-видимому, в большинстве случаев неизбежной окажется более серьезная переработка системы, требующая расширения круга учитываемых признаков сходства, а также поисков более пригодных коэффициентов сходства (сводку последних см. Sokal and Sneath, 1968; из отечественных работ — Вайнштейн, 1968; Шаталкин, 1968). Насколько велико влияние этих факторов на форму системы, видно на рис. 2. На нем изображена таксономическая структура подотряда низших перепончатокрылых, построенная с помощью двух различных коэффициентов сходства. В этом подотряде представлены современные и вымершие семейства, причем лучше изученные современные семейства (подчеркнуты) сравнивались по значительно большему числу признаков, чем вымершие. Сплошными линиями изображены связи между современными семействами, пунктиром и стрелками — связи вымерших семейств. Овалами выделены надсемейства, установленные классическими методами систематики и филогении. Надежность этой классической системы подтверждается данными по палеонтологии и эволюции Symphyta (Расницын, 1969).

Таксономические структуры на рис. 2, I, II заметно отличаются друг от друга, причем для вымерших, хуже изученных форм эти различия гораздо больше, чем для современных. Кроме того, из схемы видно, что континуумы, образованные из современных семейств, вполне укладываются в границы надсемейств и, следовательно, оказываются монофилетичными. О вымерших надсемействах этого сказать нельзя, и некоторые

из них образуют явно полифилетичные континуумы. Очевидно, количество используемых признаков и применяемый коэффициент сходства оказывают большое влияние на результаты таксометрического анализа. Изменяя эти факторы, мы можем перестраивать систему, добиваясь все лучших и лучших результатов.

Таким образом, принцип общего предка выполняет функцию контроля результатов, полученных с помощью метода континуума. Здесь особенно важно, что детальность наших знаний филогенеза не накладывает никаких ограничений на эту функцию. Любые, даже самые отрывочные данные, если они достаточно обоснованы, могут и должны быть использованы для уточнения и корректирования результатов фенетического, в частности, таксометрического исследования. Это позволит получить дополнительную информацию о вероятном распределении сходств и различий по тем свойствам анализируемых форм, которые в момент исследования еще не открыты или не учтены.

Поскольку таксометрия есть совокупность математических методов оценки сходства, она выглядит сугубо объективной. Корректировка ее результатов при учете признаков реконструируемого предка, на первый взгляд, кажется незаконной и противоестественной, ибо реконструкция неизбежно включает субъективный элемент. Но субъективность правильно проведенной реконструкции не так уж велика. При реконструкции в предполагаемом предке объединяются плезиоморфные (примитивные) особенности, из которых можно вывести все разнообразие отличительных признаков, свойственное данной группе. Следовательно, гипотетический предок субъективен лишь настолько, насколько субъективны наши представления о путях эволюционных преобразований конкретных свойств организмов. Одни из этих представлений более обоснованы, другие менее, но, отбирая признаки, плезиоморфия которых доказана в достаточной степени, можно сделать нашу реконструкцию хотя и не очень детальной, зато весьма объективной.

С другой стороны, и таксометрия не столь уже объективна, как это кажется. Субъективен выбор коэффициента сходства, сильно влияющий на результаты расчетов (Вайнштейн, 1968; Шаталкин, 1968), не менее субъективен и выбор признаков. Потенциальное число различий между любыми двумя видами почти бесконечно, мы их просто не знаем, а те, что нам удалось обнаружить, могут отражать реальный баланс сходств и различий с очень сильными искажениями. Наконец, весьма субъективен выбор нижнего значащего уровня сходства, изменение которого может очень сильно повлиять на форму системы. Таким образом, таксометрические данные включают изрядную дозу субъективного, так что корректирование их вполне допустимо. Тем более, что те способы коррекции, которые описаны выше, эту дозу не увеличивают и не затрагивают действительно объективных элементов таксометрии.

В качестве вывода из всего сказанного выше можно сформулировать следующие два положения.

1. Фенетическая классификация обладает меньшими прогностическими (предсказательными) способностями, и можно ожидать, что при одном и том же уровне знаний филетическая система будет лучше отражать истинное распределение сходств и различий классифицируемых объектов в полной совокупности их признаков. Тем самым филетическая таксономия лучше отвечает основной задаче классификации — объединению организмов в группы, максимально однородные со всех точек зрения.

2. Филетическая таксономия отнюдь не исключает фенетических методов и, в частности, таксометрии, напротив, она допускает синтез фенетических и филетических методов. Такой синтез может быть достигнут при соблюдении принципа монофилетического континуума. В таксоне, обладающем этими свойствами, все его члены, включая их бли-

жайшего общего предка, могут быть расположены в непрерывную последовательность, любые соседние элементы которой по совокупности признаков ближе друг к другу, чем к членам любого другого таксона.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнштейн Б. А., 1967. О числовой таксономии, Ж. общ. биол., 29, 2: 153—167.
Жантиев Р. Д., 1967. Опыт таксономического анализа рода *Dermestes* L. (Col., Dermestidae), Зоол. ж., 46, 9: 1356—1356.
Петрова А. Д., 1967. О таксономической структуре семейства Parholaspidae Krantz, 1960 (Parasitiformes, Gamasoidea), Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 5: 15—26.
Пономаренко А. Г., Расницын А. П., 1966. Филогенетический и структурно-морфологический критерии сходства и различия в практике систематики, Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, сер. биол., 3: 146.
Расницын А. П., 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых, Изд-во «Наука», М.
Симпсон Д. Ж., 1948. Темпы и формы эволюции, Изд-во иностр. лит., М.
Смирнов Е. С., 1969. Таксономический анализ, Изд-во Моск. ун-та.
Сокэл Р., 1967. Современные представления о теории систематики, Ж. общ. биол., 28, 6: 658—674.
Шаталкин А. И., 1968. Коэффициенты сходства в таксономии, Научн. докл. высш. школы, Биологич. науки, 7: 124—133.
Шмальгаузен И. И., 1964. Происхождение наземных позвоночных, Изд-во «Наука», М.
Hennig W., 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten, Beitr. Entomol., 3 (Sonderheft); 1—85.—1955. Phylogenetic systematics, Ann. Rev. Entomol., 10: 97—116.—1969. Die Stammesgeschichte der Insekten, Frankfurt am Main.
Mayr E., 1965. Numerical phenetics and taxonomic theory, Syst. Zool., 14, 2: 73—97.
Sokal R. R., Sheath P. H., 1963. The Principles of Numerical Taxonomy, San Francisco.

ON PHENETIC AND PHYLOGENETIC SYSTEMS

A. G. PONOMARENKO and A. P. RASNITSYN

Paleontological Institute, USSR Academy of Sciences (Moscow)

Summary

The phenetic classification has a lesser power of prognosis than the phyletic one. At the same level of knowledge, the phyletic system appears to reflect more adequately the true distribution of similarities and differences of the objects under classification in the whole complex of their characters. Thus, the phyletic taxonomy responds better to the main task of classification—joining of organisms in groups at most homogenous from all viewpoints. However, the phyletic taxonomy does not exclude phenetic methods and, in particular, taxometry; on the contrary, it allows the synthesis of phenetic and phyletic methods. Such a synthesis can be achieved when the principle of monophyletic continuum is kept. In a taxon with these properties, all its members including the nearest common ancestor of all representatives of the taxon can be placed in a continuous sequence any neighbour elements of which are more close to each other in the whole complex of characters than to members of any other taxon.